云 南 植 物 研 究 2000，22（3）：268～276
Acta Botanica Yunnanica

藓类植物传孢类型及其系统演化关系*

高 谦，曹 同，付 星
（中国科学院沈阳应用生态研究所，辽宁 沈阳 110015）

摘要：藓纲包括 3 个亚纲（Brotherus，1924～1925），泥炭藓亚纲、黑藓亚纲，真藓亚纲，全世界约 100 个科，近 800 属，约 15 * ！000 种。藓类的传孢类型和藓类植物系统演化有密切关系。我们认为传孢不同类型，直接反映了他们的演化程度。我们根据藓类孢子体的分化、蒴齿分化与其机能，分为 5 种传孢类型。即腐媒传孢型，风媒传孢型，汽－风媒传孢型，水媒传孢型，和虫媒传孢型等 5 种。根据它们的演化程度比较，我们提出了一个以科为单位的演化系统表。

关键词：藓纲；传孢类型；演化系统
中图分类号：Q 949. 35　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700（2000）03－0268－09

Types of Spore Dispersal of Mosses in Relation to Evolution System

GAO Chien，CAO Tong，FU Xing
（*Shenyang Institute of Applied Ecology*，*Chinese Academy of Sciences*，Shenyang，110015，China）

Abstract：Musci include three Subclasses（Brotherus，1924～1925）：Sphagnidae，Andreaeidae and Bryidae，which are composed of about 100 families and 800 genera in the world. Our researches indicated that the types of spore dispersal has an important significance in the evolution of mosses. Based on the studies of sporophyte，peristome teeth and the individual development of mosses，5 types of spore dispersal can be inducted，that is decay dispersal，wind dispersal，vapour－wind dispersal，water dispersal and insect dispersal. Furthermore，the relationship between the spore dispersal and evolution is discussed in detail. A newly evolution system of families of mosses is presented.

Key words：Mosses；Spore dispersal；Evolution system

1　藓类植物（Music）传孢类型的多样性

1.1　腐媒传孢型 Decay disperal（图 1：1～20）

此传孢类型属于湿润土生，短命一年生的藓类。原丝体系常存茎极短，仅几片至十几片茎叶，多不分枝，不分化。孢子体分化简单，有短蒴柄或无，多数种蒴盖不分化，或少数种有简单蒴盖，但绝无蒴齿分化。每个孢蒴中孢子个数少（8～16～32），但孢子大（30

* 基金项目：中国科学院资源与环境重点研究项目
收稿日期：1999－05－27；1999－08－05 接受发表

~150~500 μm），孢子呈四分孢子形或不规划。孢蒴成熟后蒴壁腐解，散放孢子。如无轴藓科（Archidiaceae），团口藓科（Astomiaceae），夭命藓科（Ephemeraceae），大孢藓科（Gigaspermaceae），侧球藓科（Pleurophascaceae）等。

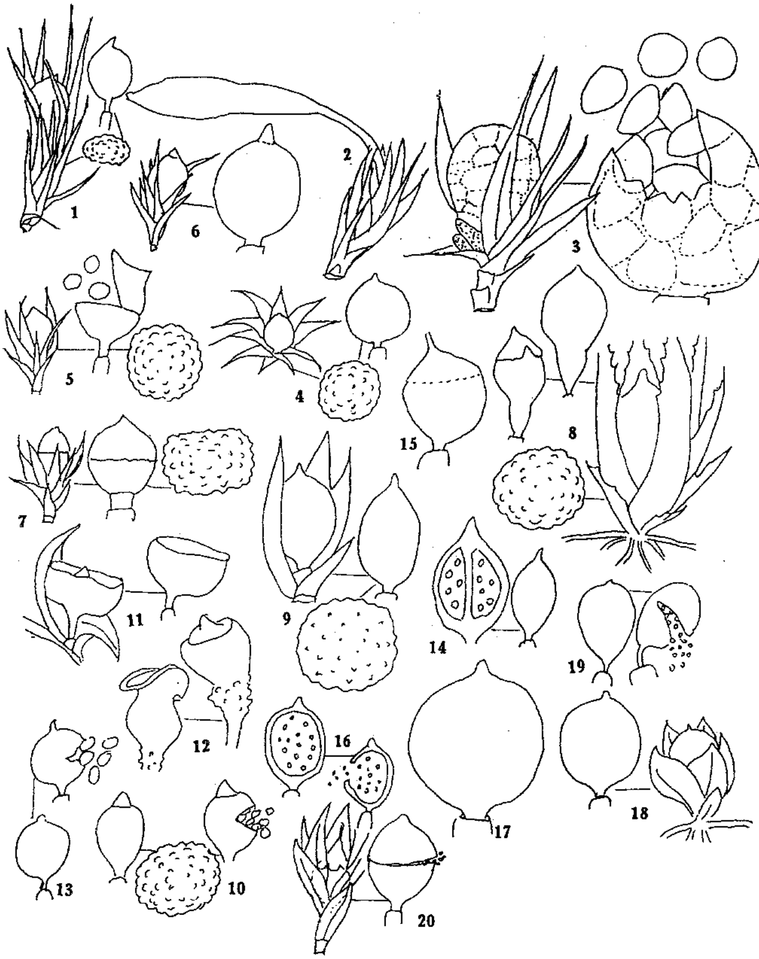

图1　腐媒传孢型（Decay dispersal）

1. *Pleuridium sciblatus*（Hedw.）Rebenh.，2. *Bruchia vegesiaca* Schwaegr.，3. *Archidium ohioense* Schimp. ex C. Muell.，4. *Trachycarpidium verrucosum*（Besch.）Broth，5. *Eccremidium brisbanicum* Card.，6. *Pseudolephemerum nitidum*（Hedw.）Hag.，7. *Eccremidium minutum*（Mitten in J. D. Hooker）Steere & G. A. M. Scott，8. *Ephemerum serratum*（Hedw.）Hamp.，9. *Phascum cuspidatum* Schreb. ex Hedw.，10. *Nanomitriopsis longifolia* Card.，11. *Physcomitrium immersum* Sull.，12. *Physcomitrium pyriforme*（Hedw.）Brid.，13. *Physcomitrium indicum*（Dix.）Gangulee，14. *Astomum muehlenbergianum*（Sw.）Grout.，15. *Nanomitrium synoicum*（Janes）Lindb.，16. *Micromitrium tenerum*（B. S. G.）Grosby.，17. *Uleobryum peravianum* Broth.，18. *Acaulon rufescens* Jaed.，19. *Acaulon schimperianum* Sull.，20. *Aphanorrhegma serratum*（Hook. et Wils.）Sull.（多系引证）

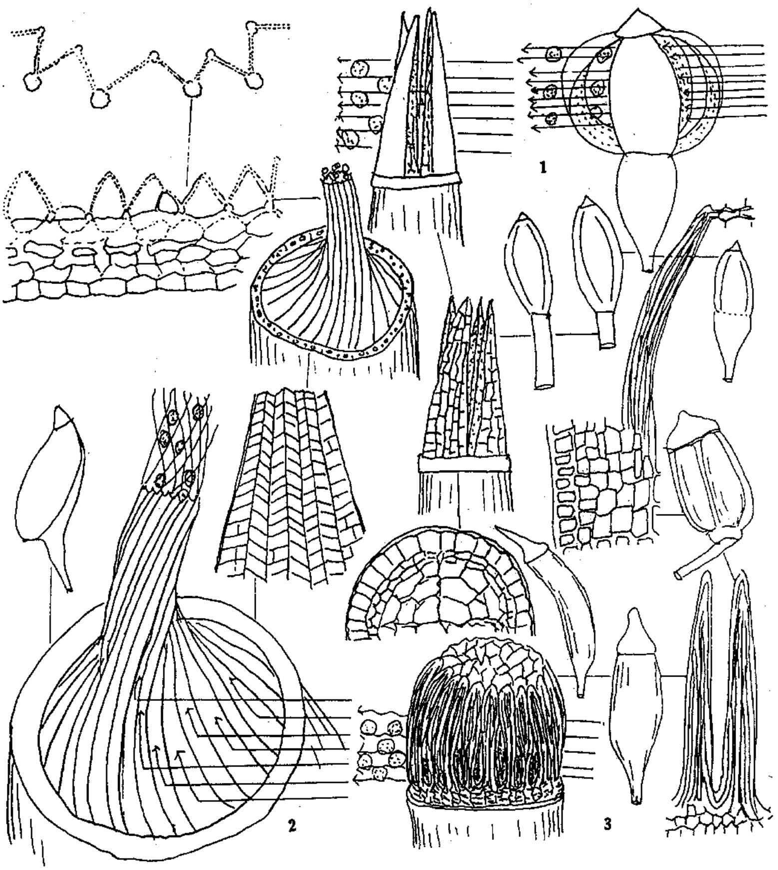

图2 风媒传孢型（Passive wind dispersal）

1. 直流风传孢型（Direct – wind dispersal）：黑藓科（Andreaeaceae），四齿藓科 Tetraphidaceae）；

2. 旋流风传孢型（Whirl – wind dispersal）：烟杆藓科（Buxbamiaceae），短颈藓科（Diphysciaceae）；

3. 波流风传孢型（Ripple – wind dispersal）：金发藓科（Polytrichaceae）。

1.2 风媒传孢型 Wind dispersal

生于干燥岩面薄土、树干、土壤、沼泽等环境，1 ~ 多年生。配子体高大、粗壮，或分枝，叶片多数，已有适应严酷复杂环境的初级组织分化，如保护、同化、输导等细胞分化，增强了适应能力。在长期演化、选择、适应过程中，孢子体和蒴齿适应了风媒传孢。可分为以下 3 种方式：（1）直流传孢型（Direct – wind dispersal）（图 2：1）：孢子体有短假蒴柄或有长的真蒴柄，无蒴齿蒴纵裂，或有细胞构成块状蒴齿，孢子小（10 ~ 20 μm），风流通过齿间时，携带孢子散放。如黑藓科（Andreaceae），四齿藓科（Tetraphidaceae）。（2）旋流传孢型（Whirl – wind spore dispersal）（图 2：2）：孢子体发达，内齿层由细胞壁联接构

成，褶扇状，无穿孔，孢子小（10～22 μm）。当风流吹至蒴齿时，形成上升旋转风流，抽出蒴内孢子散放。如烟杆藓科（Buxbaumiaceae）和短颈藓科（Diphysciaceae）。（3）波流传孢型（Ripple－wind dispersal）（图 2∶3）：孢子体特殊发达，有长蒴柄，孢蒴内有外气室和内气室，蒴齿 32 或 64，由无内含物的三角束型细胞构成，先端牢固与盖膜相连，孢子小（8～20 μm）。成熟脱盖后盖膜类似鼓皮，风流吹过齿间时，盖膜上下波动，使孢子随波形风流散放。如金发藓科（Polytrichaceae）。

1.3　汽－风媒传孢型 Vapour－wind dispersal

此类传孢型包括藓类 90% 以上的种。它们生活于各种环境中，包括寒带至热带，水湿和乾旱基质，也是藓类典型的一大类。茎、叶多种形态，也有多种适应的分化。孢子体也已分化到高级类型，又可分为两种类型：（1）外汽－风媒传孢型（Outer－vapour－wind dispersal）（图 3∶2）：这群藓类孢子体分化已十分复杂，通常长或短的挺硬蒴柄，有环带，蒴盖，有细胞壁形成的单层或双层蒴齿，蒴齿对水汽敏感。当蒴盖开裂后，蒴齿随空气中水汽干湿内曲外卷，由于齿片或齿条齿毛粗糙孢子附着，随风流散放。包括了除其它几类之外的所有单齿和双类藓类。（2）内汽－风媒传孢型（Inner－vapour－wind dispersal）（图 3∶1）：这一类适应沼泽和水湿的特殊藓类。配子体高度分化，有吸贮水、支付组织分化，均为多年生。孢子体分化有真或假长蒴柄，孢蒴仅有蒴盖分化，无蒴齿或其它散放孢子构造分化，孢子微小（10～15 μm），当孢蒴成熟后，空气温度上升，孢蒴内水分膨胀（特别是晴天上午 10 点），连同蒴盖和孢子喷射到空中，耳闻爆破声，眼观褐粉尘，随风流散放孢子。如泥炭藓科（Sphagnaceae）、光藓科（Schistostegaceae）。

1.4　虫媒传孢型 Insect dispersal（图 3∶3）

这是一群特化适应藓类，早就被人（Dillen，1714）注意了。配子体粗壮，仅生于小动物尸体和动物粪便上，多年生，茎叶多样化。孢子体特殊发达。有长、短不同的粗糙蒴柄；台部特化呈囊状或大裙子形，有鲜颜的黄色或红色，比壶部大数十倍；蒴齿双层（Koponen，1978），齿片齿条长丝形，对水湿敏感，蒴盖开裂后不脱落。与蒴轴相连；孢子较小。由于孢蒴鲜艳，吸引蝇类觅食，落着后携带孢子，又去有臭味的小动物尸体或动物粪觅食。这样，就传播了藓类孢子。这类藓类的生活史是有规律的，仅生在小动物尸体和粪便富氨基质上，如壶藓科（Splachneceae）。

1.5　水媒传孢型 Water dispersal（图 3∶4）

这类藓类可能是第二次适应，从陆地又回到了水中。配子体发达，细长鞭状，多年生，流水生植物。茎长可达 50～80 cm，多分枝。叶片密集覆瓦状排列。孢子体发达，有蒴柄，孢蒴无环带，有蒴盖，外齿层短，内齿层齿条相连，有明显的筛孔，孢子小，蒴盖开裂后孢子在筛孔中随水流逐个择放传孢。这种构造避免了成堆择出不利，如水藓科（Fontinalaceae）。

2　藓类（Musci）传孢类型和演化系统的密切关系

不同的传孢类型，我们认为反应了藓类各大类群的演化程度。过去有些苔藓学家（Anderson，1959；Vitt，1984）提出苔藓起源于绿藻，也有人（Haskall，1949）提出起源于裸蕨（Psilophyton）。

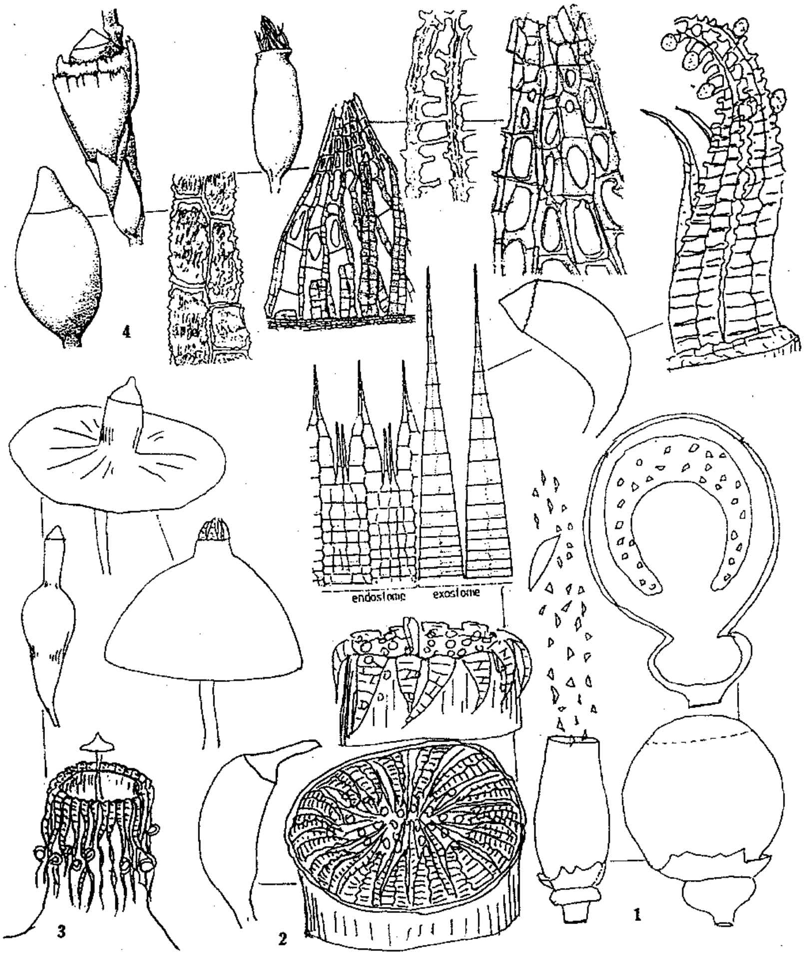

图3 汽-风媒传孢型（Vapor - wind dispersal），虫媒传孢型（Insect dispersal），水媒传孢型（Water dispersal ）。

1. 内汽-风媒传孢型（Inner - vapour - wind dispersal）：泥炭藓科（Sphaganaceae），光藓科（Schistostegaceae）；2. 外汽-风媒传孢型（Outer - vapour - wind dispersal）：曲尾藓科（Dicranaceae），真藓科（Bryaceae），葫芦藓科（Funariaceae）；3. 虫媒传孢型（Insect dispersal）：壶藓科（Splachnaceae）；4. 水媒传孢型（Water dispersal）：水藓科（Fontinalaceae）。

我们通过藓类传孢类型的研究，认为藓类源于绿藻（Green alga）。所有藓类个体发育过程中，都是由孢子萌发产生丝状、片状、块状、带状等不同形态的原丝体系（Protonemata）（高谦等，1986），在原丝体上产生配子体（植物体）和孢子体（Gao 等，1993）。藓类植物的演化，无论从配子体或孢子体而言，其体制的结构（陈邦杰，1963，1978），都应该是从简单开始，在演化、适应过程中，其偶然的突变，在环境的适应选择下，被保留下来，而又得到了发展，形成了现今世界藓类植物种类的多样性和复杂的体制结构。腐媒

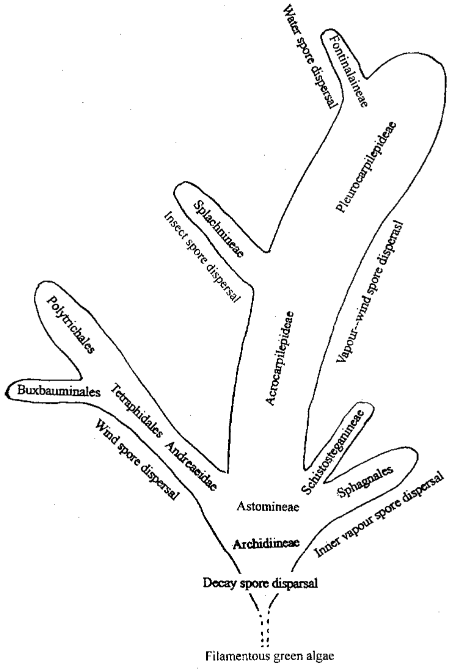

图 4　基于传孢类型的藓类植物新系统

Fig. 4　Newly proposed evolution system of families of mosses.

传孢藓类均生于湿润、温和的土壤环境中，多为一年生，部分终生保留原丝体，通常在原丝体分枝上产生几片苞叶，在苞叶中产生颈卵器和精子器，受精后发育成简单无分化的孢子囊（孢蒴），孢子也显示了原始特征（数量少，个体大）。内汽－风媒传孢型和风媒传孢型的配子体，在较稳定的生境中，得到了充分发育与分化，形成了有分化的植物体构造，但传孢器仍保留了相对原始性。前者没有传孢构造分化（仅有蒴盖出现），靠蒴内水汽热膨胀，鼓开蒴盖喷射散放孢子，后者没有蒴齿或有细胞构成的蒴齿，成熟后蒴壁裂开或脱盖后蒴齿露出，对湿汽无反应或反应较弱，靠风流传播孢子，相对的仍表现了原始传孢性。外汽－风媒传孢壁的孢子体已分化适应陆生各种严酷环境，传孢器官分化出了复杂的蒴盖、环带和细胞壁构成的单层或双层蒴齿，对水湿敏感，适应风流传孢，已是藓类植物发展分化到了最高级类型，适应陆生多种环境。水媒传孢型显示了第二次适应特征，配子体是陆生外汽－风媒传孢型高级分化的体制，属于柳叶藓科近缘藓类，同时也有发育完善的内齿层和外齿层，只是回到水中，传孢器官又进一步适应水生生活，内齿层相联，形成了筛孔型孔洞，以便孢子逐个释放，有利于繁殖。虫媒传孢型显示了藓类又一特化适应类

型，配子体和孢子体已经充分发达，传孢器官已完善，同外汽－风媒孢型，具双层蒴齿；由于进一步适应富氧基质，仅生于小动物尸体和动物粪便上，为这一生态适应，吸引昆虫的器官发生分化发展，蒴柄延长（10～25 cm）立于空间，蒴台部扩大呈伞形、裙子形或球形，并着以鲜红或鲜黄彩色，吸引蝇类光顾，携带孢子再去具嗅味的动物尸体和粪便觅食，就顺利的传播了孢子，完善了这一生态系列。总之，藓类植物传孢类型及其传孢器官的发育，分化与演化有密切关系，与维管束植物的传粉相类似。我们依据其分化程度，提出一个以科为单位的修正新系统表（表 1）和系统图（图 4），以供讨论。

表 1　基于传孢类型的藓类植物新系统

Table 1 Newly proposed evolution system of families of mosses.

Subclass Sphagnidae
I. Order Sphagnales
Sphagnaceae Dum.
Subclass Andreaeidae
II. Order Andreaeales
Andreaeaceae Dum.
Andreaeobryaceae Steere et Murr.
III. Oder Takakiales Hatt. et Inoue
Takakiaceae
Subclass Bryidae
IV. Order Archidiales
1. Suborder. Archidiineae
Archidiaceae Schimp.
2. Suborder. Astomineae Gao，Cao et Fu
Astomiaceae (Hamp.) Gao，Cao et Fu
Astomum Hamp.
Aschisma Lindb.
Trachycarpidium Broth.
Uleobryum Broth.
Kleioweislopsis Dix.
Tetrapterum Hamp.，
Phasconica C. Muell.
Hymenostomum R. Brown.
Pleurophascaceae Broth.
Pleurophascum Lindb.
Ephemeraceae Schimp.
Ephemerum Hamp.
Nanomitriopsis Card.，
Nanomitrium Lindb.
Physcomitriaceae (Brid.) Gao，Cao et Fu
Physcomitrella B. S. G.，
Physcomitrellopsis Broth. et Wag.，
Aphanorrhegma Sull.
Micropoma Lindb.
Dedipodiella Dix.，
Chamaebryam Ther. et Dix.，
Gugasoer Mumlindb.
Acrocarpi – Haplolepideae
V. Order Tetraphidales
Tetraphidaceae Schimp
Calomniaceae Kindb.
VI. Order Buxbaumiales
Buxbaumiaceae Schimp.
Diphysciaceae Broth.
VII. Order Polytrichales
Polytrichaceae Schwaegr.
VIII. Order Dicranales
1. Suborder Bryoxiphineae Gao，Cao et Fu
Bryoxiphiaceae Besch.
2. Suborder Schistostegineae
Schistotsegaceae Schimp
3. Suborder Dicranineae
Seligeriaceae Schimp.
Ditrichaceae Limpr.
Dicranaceae Schimp
Eustichiaceae Broth.
Sorapillaceae Fleisch.
4. Suborder Leucobryiineae
Leucobryaceae Schimp.
IX. Order Fissidentales
Fissidentaceae Schimp.
X. Order Pottiales
1. Suborder Syrrhopodontiineae
Kalymperaceae Kindb
2. Suborder Encalyptineae
Encalyptaceae Schimp.
3. *Suboder Pottiineae*
Pottiaceae Schimp

续表 1

Physcomitrium（Brid.）Furnr.
Costesia Ther.，
Goniomitrium Wils.
Pyramidula Brid.，
Bruchia Schwaegr.
Gigaspermaceae Lindb.
Lorentzrella C. Mill.，
XIII. Order Splachniales
Suborder Splachnineae
Splachnaceae Grev. Et. Arhott.
Odipodiaceae Broth.
XIV. Order Bryales
1. Suborder Bryiineae
Bryaceae Schwaegr.
Leptostomataceae Schwaegr.
Mniaceae Schwaegr.
2. Suborder Rhizogoniineae
Rhizogoniaceae Broth.
Drepanophyllaceae Fleisch
Sorapillaceae Fleisch.
Mitteiaceae Schwaegr.
Hypnodendraceae Broth.
Aulacomiaceae Schimp.
Meesiaceae Schimp.
Catoscopiaceae Boul. ex Broth.
Bartramiaceae Schwaegr.
Spiridentaceae Kindb.
Timmiaceae Schimp.
Pleurocarpi – Diplolepideae
XV. Order Isobryales
1. suborder Orthotrichineae
Erpodiaceae Broth.
Glyphomitriaceae Chen.
Orthotrichaceae Arnott.
Racopilaceae Kindb.
Hedwigiaceae Schimp.
Cryphaeaceae Schimp.
Leucodontaceae Schimp.
Halicophyllaceae Broth.
Ptychomniaceae Fleisch.
Prionodontaceae Broth.
Myuriaceae Schimp.
Pterobryaceae Kindb.
Ptychomitriaceae Schimp.
XI. Order Grimmiales
Grimmiaceae Arnott.
Acrocarpi – Diplolepideae
XII. Order Funariales
Suborder Funariineae
Funariaceae Schimp.
Meteoriaceae Kindb.
Lepyrodontaceae Broth.
Rutenbergiacene（Broth.）Fleisch.
2. suborder Neckerineae
Phyllogoniaceae Kindb.
Neckeraceae Schimp.
Lembophyllaceae Broth.
Climaciaceae Kindb.
Echinodiaceae Broth.
XVI. Order Hookeriales
1. suborder Hookerineae
Ephemeropsaceae Schultze – Mot.
Pilotrichaceae Fleisch.
Hookeriaceae Schimp.
Daltoniaceae Mag.
Leuconmiaceae Fleisch.
Hypopterigiaceae Mitt.
XVII. Order Hypnobryales
1. Suborder Leskeineae
Theliaceae Fleisch.
Fabroniaceae Shimp.
Laeskeaeae Broth.
Regmatodontaceae Schimp.
Thuidiaceae G. Roth.
Brachytheciaceae G. Roth.
Amblystigiaceae Fleisch.
2. Suborder Fontinalaineae
Fontinalaceae Schimp.
3. Suborder Hypnineae
Entodontaceae Kindb.
Plagiotheciaceae（Broth.）Fleisch.
Sematophyllaceae Broth.
Hypnaceae Schimp.
Rhytidiaceae Broth.
Hylocomiaceae（Broth.）Fleisch.

〔参考文献〕

陈邦杰主编，1963. **中国藓类植物属志（上册）**［M］. **北京：科学出版社**

陈邦杰主编，1978. **中国藓类植物属志（下册）**［M］. **北京：科学出版社**

高谦，张铖. 1986. **中国藓类植物的孢子萌发和原丝体发育的研究**［J］，**武汉植物学研究**，**4**（2）：123～131

Anderson L E，1974. Bryology［J］：1947～1972. *Ann Missouri Bot Gard*，**61**：56～85

Brotherus C F，1924～1925. Musci，(Laubmooze)［M］. In：Engler A，K Prantl (eds). Die Naturlichen Pflanzenfamilien 2nd ed.，Leipzig. vol. 10～11.

Dillenius J J，1941. Historia Muscorum［M］. Oxonill. Oxford.

Gao C，Cao T，Fu X，1993. Study of systematic development of mosses sporeling and protonema types［C］. XV International Botanical Congress (Abstract). 221. Yokohama，Japan.

Haskell G，1949. Some evolutionary problems concerning the bryophyta［J］. *Bryologist*，**52**：57

Koponen A，1978. The peristome and spores in Splachnaeae and their evolutionary and systematic significance［J］. *Bryophytorum Bibliotyeca*. **13**：535～567

Vitt D H，1984. Classification of Bryopsida［M］. In：Schuster (ed.)，New Manual of Bryology. The Hattori Bot. Lab. Nichinan. 696～759